

# CONTRIBUTION À LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE D'UNE FORÊT DES ANDES VÉNÉZUÉLIENNES

## Dynamique des trouées et des sous-bois

Bernard ROLLET

Jardin botanique, ONF, 97100 Basse-Terre, Guadeloupe.

### SUMMARY

The floristic composition of natural clearings in a tropical montane forest has been studied in the Andes of Venezuela and compared with the surrounding primary forest.

Concepts of regeneration pressure, potentially modifying flowering and mosaic patterns, are briefly discussed with emphasis on *Podocarpus rospigliosii*.

Natural clearings do not seem to be particularly advantageous to trees, either for their regeneration or for any stimulation on their growth, though fruiting occur almost every year, i.e. in spite of a continuous regeneration pressure.

The invasion of small vines and shrubs impedes the regeneration of trees. Many tree species seem to require a lot of light; hence a frail stability of the montane rainforest due to the scarcity of seedlings.

### INTRODUCTION

La forêt étudiée, «La Carbonera», occupe une surface de 360 hectares entre 2250 et 2550 m d'altitude dans les Andes vénézuéliennes, à une trentaine de kilomètres à l'est-sud-est de Merida. La pluviométrie annuelle est environ 1600 mm avec deux maxima en avril-mai et août-septembre. La température moyenne mensuelle oscille entre 11° et 13°C avec des minima entre 7° et 9,5°C et des maxima entre 16° et 19,5°C. Les plus grands vents surviennent en juin et en août et provoquent des chablis.

On se propose d'étudier la composition floristique des trouées naturelles provoquées par chute d'arbres, et de comparer cette composition à celle de la forêt primitive environnante.

### PRISE DE DONNÉES

On étudie douze trouées naturelles en levant deux bandes de 2 × 10 m par trouée, perpendiculairement à l'axe principal, au 1<sup>er</sup> et au 2<sup>e</sup> tiers de leur longueur par quadrat 1 × 1 m seulement pour les individus > 1 m de haut (Fig. 1).

Pour chaque individu, on note le nom vernaculaire, le diamètre à 1,30 m du sol et la hauteur totale. Les espèces douteuses ont été récoltées et partiellement déterminées à l'herbier de la Faculté des Sciences forestières de Merida.

Le même type de levé est fait pour la forêt entourant la trouée (Fig. 1), mais on ajoute les arbres > 10 cm de diamètre existant dans les deux parcelles 10 × 10 m dont chaque levé 2 × 10 m est la bande centrale.

TABLEAU I. — Comparaison floristique des trouées et des sous-bois.

Nom scientifique	Non vernaculaire	Trouées 1 à 5 m											Sous-bois 1 à 5 m																			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	N	F	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	N	F			
<i>Betula pendula</i>	Laurel euro	6		2				1						10	4	8	8	1		1	2	3	6	2	3	1	35	10				
<i>Alnus incana</i>	Laurel amarillo	4	4	2				2			1	2	2	18	7	4	1	3		1	2	3	6	2	3	2	10	5				
<i>Eugenia karwinskiana</i>	Gouybet	3	1					1	1				3	6	4	1	1	3		3							12	6				
<i>Myrcia fallax</i>	Platanillo	3	1	1	1	1	2	1			5	2	5	25	10	1	9	4	4	3	3	1	2	1	9	10	1	48	12			
<i>Allophylus ?</i>	(Sapind.)													2														5	3			
<i>Eugenia sp.</i>	Conaleto	1		1			2	3			8	3	3	22	5	1	3		2		5	1	1	3	2	3	1	21	8			
<i>Coccoloba sp.</i>	Nortife negro h.p.r.	8	13	4	10	3	3	2			8	6	3	75	11	11	3		4	5	1			2	2	7	1	38	9			
<i>Cecropia</i>	Nortife blanco	1					1	1			2	2	4	10	7	5	1	4	8	1	3	4	1	1	5		33	10				
<i>Cecropia</i>	Lechoso	1											4	5	2	1											1	2	2			
<i>Prunus aphaca-carpa</i>	Puji					3		1	1		1	1	1	1	8												1	28	6			
<i>Ayehelania</i>	Itomno	7	7							3	4	3	2	22	5	32	37	4	3		5	1	2	2	3	1	1	28	6			
<i>Passiflora urundinosa</i>	Palchaco													1	1													148	10			
<i>Azadirachta indica</i>	Laurel haurita	1											1	1	2						2	1						1	1			
<i>Billa columbiana</i>	Goblongo												1	1	1	1	1											5	4			
<i>Myrcia (Adunata ?)</i>	Surure													1	1	1	1			8							2	4	14	3		
<i>Cordia alliodora</i>	Laurel babajo		1	1							1	1	4	4	1						2	1					1	6	5			
<i>Ybiparua tinctoria</i>	Cabe de macho																													1		
<i>Tetrorchidium rubrovenium ? (Laur.)</i>	narill	3	1			8		1	2	4			16	5	5	9	4	1		4	2	1					21	8				
<i>Melicope ?</i>	Caco													1	1	1	1												5	2		
<i>Laplacea Pratiensis</i>	Quindu												2	1						1	2							3	2			
<i>Arbuta sp.</i>	Nortico h. fino	2						1	1	2	1	5	4	1					3	1							13	5				
<i>Bouplia montana</i>	Corre asada																											1	1			
<i>Quercus karwinskiana</i>	Cedrilla													9	4													3	4	2		
<i>Myrcianthes orthostemon</i>	Guayacito													5	3													4	4	4		
<i>Cordia karwinskiana</i>	Narure	2																		3	1	2						8	3			
<i>Hieronyma martiniana</i>	Denalo													1	3	3												1	1	2		
<i>Alchornea grandifolia ? (Rub.)</i>	Algodon													2	22	4														2		
<i>Croton blanda</i>	Quino blanco h.p.r.													9	2														1	1		
<i>Symplocos amplexifolia</i>	Aranjuran													2	2	1														1		
<i>Cordia alliodora</i>	Verdetta																													2	1	
<i>Wintersia jahnii ? (Rub.)</i>	Temaco h.p.r.																													1		
<i>(Ficus?)</i>	Seisei																													1	1	
<i>(Laur.)</i>	Daino blanco h.p.p.																													1	1	
<i>(Cinnamomifolia ?)</i>	Lechoso																													1	1	
<i>Psychotria guianensis</i>	Huasito																													5	2	
<i>Conthodium baobabense</i>	Laurel macanillo													6	8	1														1	1	
<i>Euterpe sp. (Laur.)</i>	Laurel blanco													1	1															13	2	
<i>Echovium monosperma</i>	Temaco																													1	1	
	Tuna																													2	2	
	Palmeier																														22	1
	Laurel panamero																														1	2
	Tatajira																														1	1
TOTAL		21	25	32	10	28	29	14	23	54	30	27	24	315	116	77	77	25	48	15	44	32	27	42	46	51	31	595	143			

## COMPARAISON FLORISTIQUE DES TROUÉES ET DE LA FORÊT ENVIRONNANTE

Chaque trouée est donc connue par un échantillon de 40 m<sup>2</sup>, ainsi que sa forêt voisine. On considérera, dans l'ensemble floristique  $\geq 1$  m de haut, les espèces qui deviennent des arbres pouvant dépasser 10 cm de diamètre (Tabl. I) et toutes les autres espèces, arbustes, lianes, herbacées.

Chaque tableau est séparé en deux sous-tableaux (nombre d'individus  $< 5$  m et  $> 5$  m de haut) et détaillé par espèces et par trouées. Le groupe Arbustes-Herbacées-Lianes a rarement des sujets  $> 5$  m.

*Densités d'espèces d'arbres (Tabl. II)*

Les trouées sont bien moins riches en tiges de 1 à 5 m que le sous-bois, au total respectivement 315 et 515 tiges; il en est de même pour les tiges  $> 5$  m: 47 et 70 tiges sur 480 m<sup>2</sup>, ce qui distingue les forêts d'altitude des forêts de plaine; dans ces dernières, les trouées sont plus denses que les sous-bois.

*Densités toutes espèces comprises (Tabl. III)*

Les densités toutes espèces comprises sont à peu près les mêmes dans les trouées et dans les sous-bois. Mais une analyse par classes de hauteur (Tabl. III) montre que les trouées sont plus denses que les sous-bois pour

TABLEAU I. (Suite)

2 catégories de hauteur 1 à 5 m &gt; 5 m.

Non scientifique	N° vernaculaire	Trouées > 5 m											Sous-bois > 5 m											R	F					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			11	12			
<i>Refielobolobá esulata</i>	Laurel curó											1	1	3												4	2			
<i>Antia ciorotrota</i>	Laurel amarillo	1										2	3	1	1			2						1		4	3			
<i>Eugenia karsteniana</i>	Guayabón			1								1	1														4	3		
<i>Nyroia foliata</i>	Piatenillo			1					2			3	2				5	2		1	2				1	1	11	5		
<i>Alapayllav ?</i>	(Espind.)	1										1	0														1	1		
<i>Eugenia sp.</i>	Canalito										1	1	1	1	1					1	1						4	4		
<i>Oruffeariedia</i>	Martillo negro h.gr.	2	1	6		1					1	13	5	1	1											2	2	5	5	
<i>Geisanthus fragrans</i>	Manteo h.gr.										2				1	1	1		1				1			1	1	1	1	
<i>Meriania rubroscillata</i>	Martillo blanco											2	1	1												1	1	1	1	
<i>Sapota atylare</i>	Lechoso																													
<i>Prunus sphaerocarpa</i>	Muji																				1	2					3	2	5	
<i>Aphelandra</i>	Tatuno			14								14	1	1	2	1	1						1				6	5	1	
<i>Panicum undulata</i>	Paloaco													1														1	1	
<i>Alouca densiflora</i>	Laurel macurite																										1	3	3	
<i>Bilia oolubiana</i>	Canalongo																											1	1	
<i>Nyroia (Acuminata ?)</i>	Surure															1	1									2	3	1	1	
<i>Doña Isadora</i>	Laurel bobaje																													
<i>Viburnum tinoides</i>	Cabo de hache																													
<i>Tetronidium rubriventum</i>	Marfil																													
<i>Maloua ? (Laur.)</i>	L. amarillo h.pq.								1				1	1														7	5	
<i>Maloua ?</i>	Cacao																											2	2	
<i>Laplacea frutescens</i>	Quindú																											2	2	
<i>Andia sp.</i>	Manteo h. fina																											1	1	
<i>Roupala umbata</i>	Cerna anada																											2	1	
<i>Guarea kunthiana</i>	Cacrillo							3					3	1																
<i>Myrcianthes orthobotrom</i>	Guayabito																													
<i>Ocotea karsteniana</i>	Mourey																											1	1	
<i>Sideroxylon maritima</i>	Canelo																													
<i>Aichroea grandifolia</i>	Alapaco																													
<i>Clethra bicolor</i>	Quina blanco h.gr.								1				1	1																
<i>Symplocos amplifolia</i>	Aranguren																													
<i>Cissia multiflora</i>	Verdecito																													
<i>Miconia jelskii</i>	Temapo h.gr.																													
<i>?</i>	Seises																													
<i>?</i>	Quina blanco h.pq.																													
<i>?</i>	Lechoso																													
<i>?</i>	Huesto																													
<i>?</i>	Laurel macenillo																												1	1
<i>Phoebe (Cissampelos ?)</i>	Laurel blanco																													
<i>Vochysia chusque</i>	Tembor																											1	1	1
<i>Zanthoxylum tachiroense</i>	Tuna																											1	1	2
<i>Euterpe sp. (Laur.)</i>	Paladar																											2	2	1
<i>Euphacella monosperma</i>	Laurel peramero																													
<i>?</i>	tejelire																													
TOTAL		4	1	12	1	1	1	7	3	2	4	47	18	0	11	9	5	5	3	5	8	3	2	4	8	20	5	5		

les tiges < 5 m, et moins denses pour les tiges ≥ 5 m. Ce déficit ne peut s'expliquer que par l'effet d'écrasement du chablis probablement moins prononcé sur les tiges < 5 m et par l'invasion postérieure des arbustes et des herbacées.

La densité du sous-bois > 1 m est de 2,5 individus par mètre carré; on avait trouvé 2,0 en Guyane vénézuélienne, en forêt dense de plaine. On remarque dans les deux cas l'allure des distributions en exponentielle négative.

#### Densités des arbustes, lianes et herbacées

Elles sont très variables d'une trouée à l'autre, dans la proportion de 1 à 14; on trouve 882 arbustes, lianes et herbacées ≥ 1 m sur 480 m<sup>2</sup> de trouées, soit 1,8 par m<sup>2</sup> et 570 seulement en sous-bois sur la même surface, soit 1,2 par m<sup>2</sup>. En Guyane vénézuélienne, on avait 1,4 par m<sup>2</sup> en sous-bois.

On note que deux espèces arbustives, *Psychotria* et *Piper*, avec 305 et 132 individus respectivement, représentent à elles seules presque 50 % du nombre total des individus dans les trouées. Mais dans les sous-bois, ces deux espèces et un palmier représentent aussi 50 % du total des individus. Une cyclanthacée, un *Cyathea*, un *Guadua*, un *Psychotria* sont nettement plus abondants dans les trouées bien qu'assez abondants en sous-bois. Il y a donc déplacement de dominance pour certaines espèces; sept autres espèces non lianes

dont un *Solanum*, et une fougère n'apparaissent que dans les trouées. Les lianes y sont fréquentes mais du fait qu'elles sont en général fines et prostrées, elles n'apparaissent pas dans l'inventaire. Il n'y a pas envahissement de grosses lianes comme en plaine. En résumé, les trouées sont plus riches en arbustes, petites lianes et herbacées que le sous-bois (environ 50 % en plus pour la densité), mais moins denses en arbres pouvant dépasser 10 cm de diamètre.

#### Densité des individus $\geq 1$ m et âge des trouées

L'âge de la trouée semble influencer la densité des arbustes et herbacées: les plus vieilles trouées sont généralement plus denses, par exemple 31 individus par m<sup>2</sup> au lieu de 1,7 par m<sup>2</sup>. Au niveau des espèces, l'effet de l'âge est variable; il est faible sur *Psychotria* tandis que les trouées âgées sont plus riches en *Guadua*.

En ce qui concerne les arbres, les plus vieilles trouées sont moins riches en tiges < 5 cm de diamètre et plus riches en tiges  $\geq 5$  cm avec une plus grande variabilité pour les tiges  $\geq 5$  cm. Parmi les 1191 individus du

TABLEAU 2.

	Nombre d'individus		
	Moyenne pour 40 m <sup>2</sup>	Intervalle de variation	Nombre moyen/m <sup>2</sup>
Nombre d'individus entre 1 et 5 m Trouées	26,2	10 à 54	0,65
Nombre d'individus entre 1 et 5 m Sous-bois	43	15 à 77	1,07
Nombre d'individus $\geq 5$ m Trouées	4	0 à 23	0,10
Nombre d'individus $\geq 5$ m Sous-bois	5,8	2 à 11	0,14

sous-bois, il y en a 588 qui peuvent atteindre 10 cm de diamètre; sur les 1207 individus des trouées, il n'y en a que 314. Les trouées ne privilégient donc pas les espèces d'arbres. Le phénomène affecte surtout les jeunes tiges < 5 m de haut dont la proportion est 1/4 dans les trouées, 1/2 dans le sous-bois tandis que parmi les tiges  $\geq 5$  m de haut il y a à peu près la même proportion d'espèces d'arbres, 3/4 dans les trouées et dans le sous-bois.

#### Variabilité et dominance floristiques

Le Tableau 1 montre de fortes différences entre les espèces, tant au point de vue nombre d'individus (N) que nombre de présences dans les trouées ou les sous-bois (F). Une seule espèce, *Myrcia fallax*, est présente dans tous les sous-bois; plusieurs y sont fréquentes: *Beilschmiedia*, *Geissanthus*, *Prunus*, *Aphelandra*; cette dernière espèce est particulièrement abondante, mais sa variabilité est élevée, comme d'ailleurs toutes les autres espèces. Dans les trouées, on retrouve grosso modo les mêmes espèces que dans le sous-bois mais avec des densités souvent très différentes; par exemple, *Aphelandra* est peu représenté dans les trouées tandis que *Graffenriedia* est très représenté; certaines espèces n'existent que dans les trouées ou que dans le sous-bois. Ces caractères sont surtout marqués pour les tiges de 1 à 5 m.

La composition floristique de la forêt est étudiée ailleurs (ROLLET, 1983). Rappelons que sept à huit espèces se partagent la moitié du nombre des arbres  $\geq 20$  cm de diamètre: les deux *Podocarpus*, *Beilschmiedia*, *Weinmannia*, *Myrcia fallax*, *Eschweilera*, *Myrcia* (cf. *acuminata*), dans l'ordre décroissant du nombre d'arbres. Trois espèces, et même deux seulement selon la station, peuvent se partager la moitié des arbres  $\geq 60$  cm de diamètre: *Podocarpus rospigliosii*, *Beilschmiedia sulcata*, et quelquefois *Alchornea grandifolia*, *Podocarpus oleifolius*, *Hieronyma moritziana*, *Vochysia duqueti* ou *Clusia multiflora*.

TABLEAU 3. — Nombre d'individus par classe de hauteur.

Classe de Hauteur n	1-	2-	3-	4-	5-	6-	7-	8-	9-	10	TOTAL
Nombre d'Individus Trouées	707	335	91	44	20	14	5	2		1	1207
Nombre d'Individus Sous-bois	739	252	90	35	25	29	11	5	13	2	1191
Différence entre Trouées et Sous-bois	-32	+81	+1	+9	-5	-15	-6	-3	-13	-1	+16

En sous-bois, quatre espèces codominantes rendent compte de la moitié du peuplement < 5 m de haut. Ce sont, dans l'ordre décroissant du nombre d'individus: *Aphelandra*, *Myrcia fallax*, *Graffenriedia*, *Beilschmiedia*. La dominance est moins nette quand les espèces sont considérées en fréquence.

Dans les trouées, cinq espèces sont codominantes. Ce sont, dans l'ordre décroissant du nombre d'individus: *Graffenriedia*, *Myrcia fallax*, *Alchornea grandifolia*, *Aphelandra* et *Eugenia* sp.

#### Distribution des hauteurs et tempérament des arbres

Dans les inventaires forestiers classiques faits par catégories de diamètre, on peut se faire une bonne idée du tempérament des essences en examinant la distribution des arbres dans ces catégories. Il est peut-être plus écologique d'examiner leur distribution par catégories de hauteur, malheureusement plus rarement mesurée. L'approche est complémentaire.

Pour les hauteurs entre 1 et 5 m, la plupart des espèces sont plus abondantes en sous-bois que dans les trouées: ce sont les essences d'ombre à structure équilibrée (distribution en exponentielle négative), par exemple *Beilschmiedia sulcata*, *Myrcia fallax*, *Aphelandra*, *Vochysia*. Quelques espèces à caractère encore plus sciaphile sont absentes des trouées comme *Myrcia* cf. *acuminata*, *Euterpe* (?). Certaines traduisent leur préférence héliophile par leur abondance nettement plus élevée dans les trouées: *Guarea*, *Graffenriedia*, ou leur absence complète du sous-bois: *Tetrorchidium*, *Alchornea*, une Rubiacée (n.v. *Quino blanco hoja pequeña*). D'autres enfin semblent indifférentes: *Eugenia karsteniana*, *Aniba cicratrosa*.

#### MÉCANISMES DE LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE

##### 1) Dans les trouées

Les densités et les richesses floristiques y sont plus faibles que dans les sous-bois, les cicatrations sont peu actives à cause de la croissance généralement lente. Il y a peu de stimulation d'essences de lumière, hormis les quelques espèces signalées plus haut. Si *Guarea* est assez fréquent, on n'a par contre rencontré aucun *Podocarpus rospigliosii* ni aucun *Cedrela*. Il y a foisonnement d'arbustes et parfois de bambou, mais il ne semble pas que les trouées aient une action très bénéfique sur la régénération des arbres.

TABLEAU 4.

Surface des bandes m <sup>2</sup>	Pression modifiatrice %	
	1 - 5 m	> 5 m
40	58	57
80	45	50
160	33	37
320	17	20
480	12	16

Fig. 1

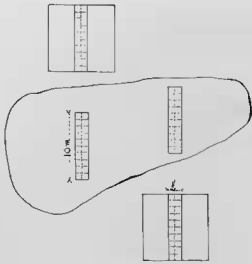
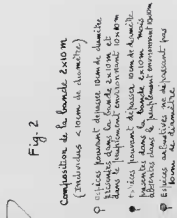


Fig. 2



Composition de la bande 2x10 m  
(2x10m dans la coupe de diamètre)

- arbres portant de nombreuses fleurs dans la coupe
- arbres dans la coupe 2x10m et portant de nombreuses fleurs dans la coupe 2x10m
- arbres portant de nombreuses fleurs dans la coupe 2x10m
- arbres dans la coupe 2x10m et portant de nombreuses fleurs dans la coupe 2x10m
- arbres portant de nombreuses fleurs dans la coupe 2x10m
- arbres dans la coupe 2x10m et portant de nombreuses fleurs dans la coupe 2x10m

Fig. 3

Distribution spatiale de *Petrobarbus eastingensis* en corralle d'arbre > 20cm dans la parcelle 20x25m (160 Row)

(1) Numéro de la parcelle (2) Numéro de la coupe de 10x10m dans chaque parcelle (3) Nombre de poissons par coupe (4) Nombre de poissons par coupe (5) Nombre de poissons par coupe (6) Nombre de poissons par coupe (7) Nombre de poissons par coupe (8) Nombre de poissons par coupe (9) Nombre de poissons par coupe (10) Nombre de poissons par coupe

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
1	16/20	1	1	1	1	1	1	1	1
2	16/20	1	1	1	1	1	1	1	1
3	16/20	1	1	1	1	1	1	1	1
4	16/20	1	1	1	1	1	1	1	1
5	16/20	1	1	1	1	1	1	1	1
6	16/20	1	1	1	1	1	1	1	1
7	16/20	1	1	1	1	1	1	1	1
8	16/20	1	1	1	1	1	1	1	1
9	16/20	1	1	1	1	1	1	1	1
10	16/20	1	1	1	1	1	1	1	1

TABLEAU 5. — Pression modificatrice de la régénération <sup>10</sup>

Surface Ha	1/4	1	4	8	16
Pression $\Sigma$ en nombre d'individus	32,5	7,5	3,1	0,8	0,3
Pression $\Sigma$ en nombre d'espèces	44,5	22,7	20,2	10,0	8,0

## 2) Dans le sous-bois

La figure 2 donne le dispositif adopté. On compte à l'extérieur de chaque trouée deux placeaux  $10 \times 10$  m pour les arbres  $> 10$  cm de diamètre et la bande centrale  $2 \times 10$  m pour tous les individus  $> 1$  m de haut : arbustes et lianes d'une part, et espèces pouvant atteindre 10 cm de diamètre d'autre part. Parmi ces dernières, on sépare les espèces à la fois présentes dans la bande et dans le placeau  $10 \times 10$  m périphérique, et celles présentes dans la bande mais absentes du placeau. C'est ce dernier sous-groupe qu'on appellera *potentiel modificateur* de la régénération dans la bande  $2 \times 10$  m, et dont le nombre d'individus et d'espèces sera comparé au nombre total d'individus et d'espèces de la bande. La proportion de ce potentiel modificateur par rapport à la population totale  $> 1$  m de haut est appelée *pression modificatrice* dans la bande. Elle varie entre 0 et 1.

Cette pression pourrait s'exprimer aussi, non pas en proportion d'individus, mais en proportion d'espèces.

On obtient les chiffres suivants pour la pression modificatrice de la régénération en nombre d'individus (entre 1 et 5 m et  $> 5$  m de haut) (Tabl. IV).

Le système d'échantillonnage a été adapté pour économiser l'inventaire des tiges  $> 1$  m de haut qui demande beaucoup de temps sur de grandes surfaces et parce qu'il y a peu d'arbres  $> 10$  cm de diamètre sur une bande  $2 \times 10$  m, tandis qu'il y en aura entre quatre et six sur un placeau  $10 \times 10$  m.

Ce serait évidemment plus rationnel de comparer non pas une bande et son placeau périphérique, mais toute la population du placeau  $< 10$  cm de diamètre à celle  $\geq 10$  cm de diamètre. On peut adopter naturellement une limite de diamètre quelconque : par exemple, on compare la portion du peuplement entre 20 et 29 cm à celle  $> 30$  cm de diamètre sur 16 ha d'un inventaire fait par VEILLON au-dessus de 20 cm de diamètre ; les résultats sont les suivants (Tabl. V) pour des surfaces en progression géométrique et exprimés en nombre d'individus et en nombre d'espèces.

On voit qu'au fur et à mesure de l'augmentation de la surface du peuplement, la pression modificatrice de la régénération diminue ; elle chute moins brutalement quand elle est exprimée en espèces. Dans les deux cas, elle diminue progressivement et on voit bien que ce que les auteurs appellent « théorie de la régénération en mosaïque » concerne un phénomène probablement beaucoup plus progressif dans le temps et dans l'espace que ce qu'on a imaginé en dépit des minicatastrophes locales que sont les trouées.

Plus la surface considérée augmente, plus les sous-étages ressemblent au couvert, c'est-à-dire moins il y a de modification potentielle. Pour de très grandes surfaces, la pression modificatrice sera évidemment voisine de zéro. On sait cependant que dans les trouées, les choses se passent légèrement différemment à cause d'une régénération relativement plus grande des espèces de lumière, donc d'une augmentation *ponctuelle* de la richesse et de la dissimilarité floristiques.

Parler de *mosaïque* se justifie moins dans les processus de régénération et de modifications floristiques subséquentes qu'au point de vue structure géométrique de la forêt ; encore le phénomène général des chablis revêt-il des intensités très variables selon les régions. L'observation des mosaïques en forêt tropicale dépend de l'échelle d'observation sur photos aériennes ou sur le terrain et nécessite une définition rigoureuse des différentes phases de reconstitution.

RÉGÉNÉRATION DE *PODOCARPUS ROSPIGLIOSII*

Les inventaires VEILLON déjà mentionnés permettent d'établir la distribution des diamètres de *Podocarpus rospigliosii* par classes de 10 cm de diamètre pour les arbres > 20 cm sur 360 parcelles de 1/20 ha soit 18 ha.

Diamètre cm	20- 30-	40- 50-	60- 70-	80- 90-	100- 110-	120- 139-	140- 150-	160- 170-	Total
Nombre d'arbres	18- 20-	23- 16-	29- 18-	18- 22-	13- 7-	9- 4-	2- 1-	1-	201

La manière dont a été levée la régénération > 20 cm de diamètre ne permet d'avoir des résultats que sur les secteurs 6-7-8-9-10 et partiellement sur le secteur 5 (Fig. 3), soit 178 parcelles ou 8,9 ha.

La distribution des arbres par classes de hauteur et de diamètre est la suivante:

Hauteurs m			Diamètres cm																		
< 0,5	0,5	2-	5-	10-	20	30	40	50	60	70	80	90	100-	110-	120-	130-	140-	150-	160-	170	
61*	103	36	31	17	10	8	9	7	19	11	11	12	8	4	8	4	1				1

Dans la première distribution, il y a 77 arbres entre 20 et 60 cm de diamètre dont 16 entre 50 et 60 cm et 124 arbres > 60 cm. On constate donc une grande accumulation de gros matériel. Rappelons que pour une essence édificatrice en équilibre, si on a 16 arbres dans la catégorie de diamètre 50-59 cm, on en aura à peu près autant dans la classe ouverte > 60 cm. Ici on en a 124. La distribution est vaguement en cloche très étalée avec des irrégularités qui la rapprochent plutôt d'une distribution erratique.

Le caractère héliophile de *Podocarpus rospigliosii* déjà très marqué dans la première distribution s'accroît dans la seconde: il y a très peu d'arbres de 10 à 19 cm (moins de 2 par ha), très peu de brins entre 2 m de haut et 5 cm de diamètre (4/ha) et moins de 11 brins entre 0,5 et 2 m de haut à l'hectare. La régénération > 0,5 m de haut n'a pas été comptée mais sa présence est indiquée dans 61 parcelles sur 178.

Par conséquent, la régénération est peu importante et relativement peu fréquente. Il y a des semis < 0,5 m dans une parcelle de 1/20 ha sur trois tandis que les arbres > 20 cm sont présents dans 49 parcelles de 0,25 ha sur 64.

TABLEAU 6.

<i>F. rospigliosii</i> > 20 cm de diamètre	<i>F. clatfolius</i> > 20 cm		TOTAL
	Absent	Présent	
Absent	3	14	17
Présent	28	22	50
TOTAL	31	36	67

$$\chi^2 = 6,025$$

$$P = 0,015$$

Le nombre d'arbres > 20 et > 60 cm de diamètre par parcelles de 1/20 et de 1/4 ha permet de se faire une idée de la nature des distributions spatiales, qui sont à tendance poissonnienne pour les parcelles de 1/20 ha (au moins pour les arbres > 60 cm) et qui traduisent des irrégularités dans les parcelles de 1/4 ha. Cela est dû sans doute à un mélange de populations de densités différentes et en tous cas à un certain grégarisme: il y a des parcelles avec plus de sept arbres, même jusqu'à dix-sept arbres.

La tendance de *Podocarpus rospigliosii* à apparaître en bouquets a été signalée par tous les auteurs qui ont fait des inventaires à la Carbonera.

Sa distribution spatiale en nombre d'arbres > 10 cm dans des parcelles 20 x 25 m contiguës visualise bien le phénomène; les arbres y apparaissent plutôt en paquets.



Il est intéressant de tester si la régénération du *Podocarpus* est liée à la présence d'arbres > 10 cm ou si elle est sans rapport avec eux. Il y a 40 co-occurrences et 61 co-absences.

$\chi^2 = 2,53$  correspond à une probabilité d'environ 0,12 qui ne permet pas de rejeter l'hypothèse d'indépendance entre le peuplement > 10 et la régénération < 10 cm. On peut donc accepter que la régénération est plutôt indépendante du peuplement : elle est plutôt ailleurs que dans les parcelles 20 x 25 m possédant des arbres, c'est-à-dire qu'elle est rare sous eux.

L'indépendance est beaucoup plus nette entre la présence des arbres > 60 cm et la régénération < 5 cm de diamètre :  $\chi^2 = 0,32$  ( $P = 0,55$ ). La régénération est présente dans environ la moitié des parcelles : elle est présente ou absente, qu'il y ait ou non des gros arbres dans la parcelle.

Si l'on se reporte à la figure 3 où la situation de la régénération est connue seulement dans 178 parcelles, on s'aperçoit que *Podocarpus rospigliosii* est présent sous une forme quelconque, grand arbre ou semis dans 116 parcelles ; les plants « installés » (> 0,5 m de haut) et les arbres sont présents dans 101 parcelles ; les plants < 0,5 m dans 79 parcelles, mais on sait que ces derniers ont un caractère fugace.

Donc *Podocarpus* est omniprésent, ce qui ne peut s'interpréter, compte tenu de la faiblesse des effectifs de régénération, qu'en imaginant un taux de survie élevé, une fois la crise d'extrême jeunesse surmontée. Bien que le résultat soit un peuplement clairplanté dans les petits et moyens diamètres, il faut supposer une pression constante de la régénération qui assure un passage soutenu vers les plus grandes tailles. BOCKOR (1979, p. 97) pense que *P. rospigliosii* nomadise dans l'espace et le temps («Wander in Raum und Zeit»).

Contrairement à ce qu'écrivit AUBRÉVILLE (1973, p. 24), *Podocarpus rospigliosii* ne constitue pas des peuplements purs ; là où il est le plus dominant, il ne représente encore qu'un quart du biovolume, et en nombre de tiges > 10 cm on ne trouve que six arbres à l'hectare sur 724 en forêt mélangée («Mischwald») et 28 sur 638/ha dans le type de Selva nublada à *P. rospigliosii* (BOCKOR, 1979).

À la suite de la brillante synthèse de FLORIN sur la phytogéographie des Conifères actuels et fossiles (1963), AUBRÉVILLE a développé dans une série d'articles entre 1964 et 1973 la thèse que les gymnospermes tropicales sont aujourd'hui des reliques dans des niches où les feuillus exercent une concurrence moindre (crêtes, marécages, zones incendiées) et où leur régénération est souvent difficile : il n'en resterait actuellement qu'environ 600 espèces alors qu'il y en aurait eu environ 22 000 au Jurassique, au climax de leur développement.

En ce qui concerne *P. rospigliosii*, LAMPRECHT (1954, p. 99) rapporte des résultats de germination où il est montré que les graines germent à 63 %. Sans qu'il y ait des brosses de semis en forêt, il y a des taches importantes mais on sait qu'elles sont fugaces s'il n'y a pas d'ouverture accidentelle. Faiblement tolérante au début de son existence, l'espèce devient très fortement héliophile. SAMBRANO (1963) mentionne en sous-bois des densités jusqu'à un million de semis par hectare, ce qui est probablement exagérément extrapolé, et des moyennes de 70 000 plants < 0,5 m par ha. La chute est brutale entre 0,5 et 4 m de haut : neuf individus seulement à l'hectare avec des âges entre 1 et 10 ans. Nous n'avons pas trouvé un seul brin > 1 m dans les douze trouées étudiées (480 m<sup>2</sup>), dont onze ont été levées dans le type de forêt le plus riche à *P. rospigliosii*, ce qui corrobore le dernier chiffre de SAMBRANO.

#### Comparaison des tempéraments de *Podocarpus rospigliosii* et de *Podocarpus oleifolius*

Il y a probablement trois espèces de *Podocarpus* dans la région : deux en tous cas sont importantes mais avec des écologies différentes ; *P. rospigliosii* se trouve à des altitudes en général inférieures et dans des milieux plus humides que *P. oleifolius*, mais on peut le rencontrer entre 1900 et 2600 m sur le versant nord des Andes (VEILLON *et al.*, 1965). Leurs co-occurrences ou co-absences ne sont pas indépendantes ; ils tendent plutôt à s'exclure (Tabl. VI).

## CONCLUSION

En forêt tropicale d'altitude, les chablis semblent avoir un effet plutôt négatif sur la régénération. Les trouées engendrées par chute d'arbres isolés n'ont pas l'effet stimulateur qu'on attendrait sur la croissance. Il se produit un envahissement de petites lianes et d'arbustes qui semblent retarder longtemps la régénération des arbres. La lenteur de l'accroissement des arbres est un argument puissant pour conserver les reliques de ces forêts peu productives et pour introduire dans les zones inoccupées, très ouvertes ou très appauvries, des espèces exotiques à croissance rapide afin de faire face à la demande et contribuer ainsi indirectement à la protection des derniers lambeaux de forêt primitive.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions M. le Doyen de la Faculté des Sciences Forestières de Merida, Venezuela, qui a offert des facilités de transport et donné l'autorisation de travailler dans la forêt de La Carbonera, propriété de l'Université des Andes. Nous remercions très vivement l'Ingénieur forestier Marciano Berti pour ses déterminations et le personnel du Département de Botanique pour les facilités de matériel et de séchage.

## BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE (A.), 1965. — Les reliques de la flore des conifères tropicaux en Australie et en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, Série 2, 5 (4): 481-492.
- 1973. — Déclin des genres de conifères tropicaux dans le temps et dans l'espace. *Adansonia*, Série 2, 13 (1): 5-35.
- BOCKOR (L.), 1979. — Analyse von Baumartenzusammensetzung und Bestandesstrukturen eines andien Wolkenwaldes in Westvenezuela als Grundlage zur Waldtypengliederung. Dissert. Univ. Göttingen, 138 p.
- HOHEISEL (H.), 1976. — Strukturanalyse und Waldtypengliederung im primären Wolkenwald «San Eusebio» in der Nordkordillere der venezolanischen Anden. Dissert. Univ. Göttingen, 138 p.
- LAMPRECHT (H.), 1954. — Estudios silviculturales en los bosques del valle de la Mucury, cerca de Merida. Fac. Ciencias Forestales ULA Merida, 130p.
- 1958. — Der Gebirgs — Nebelwald der venezolanischen Anden. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen*, 109(2): 89-115.
- LAMPRECHT (H.) et VELLON (J. P.), 1957. — La Carbonera. *El Farol*, 168: 17-24.
- ROLLET (B.), 1983. — Etudes sur une forêt d'altitude des Andes vénézuéliennes. La forêt de la Carbonera (Etat de Merida). A paraître, in *Bois For. Trop.*
- SAMBRANO ( ), 1963. — Estudios estructurales del bosque universitario San Eusebio, Estado Merida. Tesis ULA Fac. Ciencias Forestales, 80 p.